

doi: 10.15446/rcp.v24n1.41221

Estudios Sobre Cooperación en Perros Domésticos: una Revisión Crítica

FABRICIO CARBALLO

CONICET - Universidad Nacional del Sur, Buenos Aires, Argentina

ESTEBAN FREIDIN

Instituto de Investigaciones Económicas y Sociales del Sur (IIESS), CONICET Bahía Blanca, Bahía
Blanca, Argentina.

MARIANA BENTOSELA

CONICET - Universidad Abierta Interamericana, Buenos Aires, Argentina



Excepto que se establezca de otra forma, el contenido de esta revista cuenta con una licencia Creative Commons "reconocimiento, no comercial y sin obras derivadas" Colombia 2.5, que puede consultarse en: <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/2.5/co>

Cómo citar este artículo: Carballo, F., Freidin, E., & Bentosela, M. (2015). Estudios sobre cooperación en perros domésticos: una revisión crítica. *Revista Colombiana de Psicología*, 24(1), 145-163. doi:10.15446/rcp.v24n1.41221

La correspondencia relacionada con este artículo debe dirigirse a Mariana Bentosela, e-mail: marianabentosela@gmail.com; bentosela.mariana@lanari.fmed.uba.ar. Combatientes de Malvinas 3150, CABA (1427), Buenos Aires, Argentina.

ARTÍCULO DE REVISIÓN

RECIBIDO: 16 DE DICIEMBRE DEL 2013 - ACEPTADO: 24 DE NOVIEMBRE DEL 2014

Resumen

El análisis comparado de la cooperación contribuye al entendimiento tanto de sus orígenes evolutivos como de los mecanismos próximos involucrados en dicho fenómeno. Esta revisión se centra en estudios sobre cooperación en perros domésticos. Para ello se definieron conceptos relacionados con la cooperación, se describieron las razones filogenéticas y ontogenéticas que hacen del perro un buen modelo para el estudio de este fenómeno y se hizo una revisión crítica de los trabajos realizados en este campo. Fueron incluidas investigaciones sobre situaciones cooperativas y sobre las habilidades cognitivas involucradas. Se discuten hipótesis sobre los mecanismos próximos de esta habilidad que incluyen elementos emocionales, motivacionales y de aprendizaje asociativo.

Palabras clave: cooperación, reciprocidad, psicología comparada, cognición social, interacción perro-persona.

Studies on Cooperation in Household Dogs: A Critical Review

Abstract

The comparative analysis of cooperation contributes to the understanding of both its evolutionary origins and the proximate mechanisms involved in this phenomenon. This review focuses on studies of cooperation in household dogs, describing the phylogenetic and ontogenetic reasons that make dogs a good model for the study of this phenomenon, and carrying out a critical review of the research carried out in this field, particularly of research regarding cooperative situations and the cognitive abilities involved. The article also discusses hypotheses regarding the proximate mechanisms of this ability, which include emotional, motivational, and associative learning abilities.

Keywords: cooperation, reciprocity, comparative psychology, social cognition, dog-person interaction.

Estudos sobre Cooperação em Cachorros Domésticos: uma Revisão Crítica

Resumo

A análise comparada da cooperação contribui para o entendimento tanto de suas origens evolutivas quanto dos mecanismos próximos envolvidos nesse fenômeno. Esta revisão se centraliza em estudos sobre cooperação em cachorros domésticos. Para isso, definiram-se conceitos relacionados com a cooperação, descreveram-se as razões filogenéticas e ontogenéticas que fazem do cachorro um bom modelo para o estudo desse fenômeno e fez-se uma revisão crítica dos trabalhos realizados nesse campo. Foram incluídas pesquisas sobre situações cooperativas e sobre as habilidades cognitivas envolvidas. Discutem-se hipóteses sobre os mecanismos próximos dessa habilidade que incluem elementos emocionais, motivacionais e de aprendizagem associativa.

Palavras-chave: cooperação, reciprocidade, psicologia comparada, cognição social, interação cachorro-pessoa.

LA COOPERACIÓN se ha convertido en un área fructífera de investigación en diversas disciplinas, desde la biología, pasando por la psicología, hasta la economía y otras ciencias sociales (e.g., Nöe, 2006; Rilling et al., 2002). Parte de este interés creciente puede vincularse al reconocimiento de la relevancia fundamental que tiene la cooperación en el estilo de vida de las diversas sociedades humanas, e incluso por su papel crucial en las grandes transiciones evolutivas (Maynard & Szathmáry, 1995).

Se parte de una definición biológica de la cooperación como la conducta que tiende a beneficiar a otros individuos y ha evolucionado en función de esos beneficios a terceros (West, Moulden, & Gardner, 2011). En el marco de la psicología comparada de la cooperación, se ha privilegiado históricamente el estudio de primates no humanos por su cercanía filogenética con estos (Duda & Zrzavý, 2013). Más allá de dichas investigaciones, existen trabajos sobre comportamientos cooperativos en un amplio rango de grupos animales, como, por ejemplo, insectos (e.g., Nowbahari, Schohier, Durand, & Hollis, 2009), peces (e.g., Bshary & Schäffer, 2002) y aves (e.g., Fraser & Bugnyar, 2012).

El foco en la presente revisión concierne a la proliferación de los estudios sobre el tópico de la cooperación en perros domésticos (*Canis familiaris*; e.g., Bräuer, Bös, Call, & Tomasello, 2012; Bräuer, Schönefeld, & Call, 2013; Freidin, Putrino, D'Orazio, & Bentosela, 2013; Marshal-Pescini, Passalacqua, Ferrario, Valsecchi, & Prato-Previde, 2011; Ostojic & Clayton, 2013). El objetivo fue explorar las ventajas de utilizar perros como sujetos experimentales para el estudio de la cooperación, así como revisar los avances en esta área. Para ello, primero se repasaron brevemente los conceptos teóricos más importantes vinculados a la cooperación. Se puso especial atención en el concepto de *altruismo recíproco*, dada la importancia de la reciprocidad en el comportamiento humano (Berg, Dickhaut, & McCabe, 1995) y debido a que el debate acerca de su existencia en

animales no humanos ha conducido al diseño de numerosos experimentos para estudiar las habilidades específicas relacionadas con la cooperación. Luego, se describieron las características filogenéticas y ontogenéticas especiales que harían del perro un buen modelo para el estudio comparativo de las habilidades relacionadas con la cooperación. Seguidamente, se revisaron las investigaciones que existen sobre la cooperación y las habilidades sociocognitivas en perros. Finalmente, se trataron de integrar los datos descritos para discutirlos en función de diferentes hipótesis relevantes en la literatura específica, a partir de lo cual se hacen sugerencias respecto a posibles líneas de investigación futuras.

El Dilema de la Cooperación

La conducta cooperativa se da en el marco de las interacciones sociales. Según el esquema, ampliamente difundido, propuesto por Hamilton (1963), los actos sociales pueden ser esquematizados en una matriz de costos y beneficios en función de las ganancias y pérdidas de los individuos involucrados (Hauser, McAuliffe, & Blake, 2009; Nöe, 2006; West et al., 2011). Una conducta social puede ser: (a) altruista: si el agente incurre en un costo para beneficiar a un tercero (-/+); (b) egoísta: si el agente recibe una ganancia a expensas de otro individuo (+/-); (c) maliciosa: si la conducta diezma a ambos agentes (-/-), o (d) cooperativa: si ambos individuos reciben un beneficio (+/+). Esta matriz de pagos ha mostrado ser fructífera para el diseño de experimentos en diversos taxones (para una revisión, véase Nöe, 2006).

En algunos casos, la cooperación genera beneficios inmediatos para todos los individuos involucrados. Este tipo de interacción es llamado *mutualismo*, y el principal desafío que presenta es la coordinación entre las partes (véanse Clutton-Brock, 2009; Nöe, 2006). En otros casos, la inversión cooperativa puede no aportar un beneficio inmediato, sino que depende de la reciprocidad futura del beneficiado. En este

último caso, se habla de cooperación vía reciprocidad, la cual presenta desafíos más agudos, pues involucra conflictos de intereses entre la ventaja inmediata de explotar al individuo cooperativo (y posiblemente dañar la relación con este) y los frutos a largo plazo de sostener una alianza de reciprocidad cooperativa (Stevens & Hauser, 2004; Trivers, 1971).

Varios autores acuerdan que la reciprocidad juega un rol fundamental en las interacciones humanas (e.g., Berg et al., 1995). No obstante, su existencia en animales no humanos sigue despertando amplias controversias (e.g., Cheney, 2011; Clutton-Brock, 2009; Schino & Aureli, 2010; Stevens & Hauser, 2004). Algunos investigadores sostienen que los animales no humanos suelen carecer de las habilidades cognitivas necesarias para que se desarrolle la reciprocidad (e.g., Clutton-Brock, 2009; Hammerstein, 2003; Stevens, Volstorff, Schooler, & Rieskamp, 2011), o de la capacidad de integrar dichas funciones cognitivas en los contextos cooperativos (Hauser et al., 2009). Sin embargo, otros consideran que la reciprocidad se basa en gran parte en mecanismos afectivos/motivacionales que involucran la formación de vínculos estables (Schino & Aureli, 2010). Debido a estos desacuerdos, resulta crucial evaluar de manera comparada no solo la presencia de conductas cooperativas, sino también las habilidades sociocognitivas que los autores argumentan estarían en la base de la cooperación vía reciprocidad.

El Perro Doméstico Como Modelo Para el Estudio de la Cooperación

En los últimos años se ha acumulado gran cantidad de evidencia que sugiere que los perros domésticos poseen habilidades sociales destacables en relación con su interacción con las personas; incluso, en algunos contextos, parecen superar las de animales como los chimpancés y los lobos, especies más directamente emparentadas con el hombre y el perro, respectivamente (Hare & Tomasello, 2005; Miklósi et al., 2003;

Udell & Wynne, 2008). Estas habilidades observadas en sus interacciones con los humanos incluyen la capacidad de registrar el estado atencional de las personas (Bräuer, Call, & Tomasello, 2004; Call, Bräuer, Kaminski, & Tomasello, 2003), el seguimiento de claves comunicativas humanas como el señalamiento (Bentosela, Barrera, Jakovcevic, Elgier, & Mustaca, 2008; Hare & Tomasello, 2005), la capacidad de detectar estados emocionales humanos (Nagasawa, Murai, Mogi, & Kikusui, 2011), entre otras. Algunos autores sugieren que estas capacidades serían específicas de los contextos cooperativos y comunicativos (Wobber & Hare, 2009), lo que podría estar reflejando la naturaleza de los vínculos que se establecen entre perros y humanos.

La presencia de estas habilidades sociales sofisticadas llevó a diversos autores a privilegiar el uso de perros domésticos en el estudio comparativo de las habilidades sociales humanas (e.g., Harris & Prouvost, 2014; Horowitz, 2009). El supuesto subyacente es que, dado el prolongado proceso de domesticación, los perros podrían haber desarrollado, por procesos de convergencia evolutiva, algunos rasgos relacionados con la conducta social humana (Kubinyi, Virányi, & Miklósi, 2007). Este factor se complementa con la estrecha convivencia que los perros tienen con las personas durante la ontogenia. De este modo, el perro doméstico podría ser un modelo adecuado para el estudio comparativo de la cognición social (para una descripción de este modelo, véase Miklósi, Topál, & Csányi, 2004; Topál et al., 2009).

A continuación se analizan los puntos considerados más relevantes para justificar el uso de perros como modelo de estudio de la cooperación.

La Historia Filogenética y el Proceso de Domesticación

Los perros pertenecen a la familia *Canidae*. La mayoría de los cánidos tiene una estructura social compleja, un amplio espectro de

conductas comunicativas y es capaz de desplegar (en sus ámbitos naturales) conductas tales como la caza y la cría cooperativas, la defensa cooperativa del territorio y el compartir alimentos (Peters & Mech, 1975; Sillero-Zubiri, Hoffmann, & Macdonald, 2004). Más específicamente, los perros evolucionaron a partir de un ancestro común que comparten los lobos (*Canis lupus*), que presentan una estructura social altamente organizada y cooperativa (Mech & Boitani, 2004).

Los perros, asimismo, han atravesado un intenso proceso de domesticación que lleva alrededor de quince mil años (Vilá et al., 1997), aunque datos más recientes sugieren que podría haber comenzado hace más de treinta mil años (Druzhkova et al., 2013). El perro es la primera especie domesticada por los seres humanos, y esto es previo a la aparición de la agricultura (Driscoll & Macdonald, 2010). A través de la domesticación, los perros sufrieron una serie de cambios morfológicos, fisiológicos y conductuales, como, por ejemplo, la prolongación de su etapa de socialización, así como la aceptación de los humanos como compañeros sociales (Miklósi & Topál, 2013; Udell, Dorey, & Wynne, 2010). Es decir, se trata de una especie filogenéticamente distante al *Homo sapiens*, pero que ha vivido en ambientes humanos por varios milenios y ha debido adaptarse a ellos.

El Ambiente en que Viven los Perros

Desde el nacimiento, los perros domésticos están en permanente contacto con las personas, de quienes dependen para acceder a la mayoría de los recursos valiosos, como la comida, el agua y el refugio. Esto además los expone a un gran número de oportunidades para interactuar con ellas y realizar aprendizajes que permitan predecir sus conductas más relevantes (Udell et al., 2010).

Los Perros Establecen Vínculos Emocionales Duraderos con las Personas

Algunos autores resaltan la importancia de los factores motivacionales y afectivos a la hora

de formar vínculos emocionales estables sobre los que se puedan asentar las relaciones de reciprocidad (e.g., Cheney, 2011; Freidin, 2013; Schino & Aureli, 2010). En este sentido, es digno de resaltar el hecho de que los perros forman fuertes lazos emocionales con las personas a lo largo de sus vidas, los cuales modulan fuertemente sus interacciones (e.g., Gácsi et al., 2005; Horn, Range, & Huber, 2013; Tuber, Hennessy, Sanders, & Miller, 1996). Por ejemplo, Cook, Arter y Jacobs (2013) compararon el uso de información provista por sus dueños o por un extraño en una tarea de elección de objeto. Al comenzar cada ensayo, el dueño y un desconocido simultáneamente señalaban el recipiente que tenían a su costado y el perro debía elegir uno de los contenedores. Los perros eligieron más veces el recipiente señalado por sus dueños, aun cuando estos indicaban el que estaba vacío, mientras que el extraño señalaba el reforzado; es decir, los perros priorizaron la información social proveniente de una persona familiar.

Estos tres factores mencionados (filogenia-domesticación, ontogenia en ambientes humanos y el establecimiento de vínculos duraderos con las personas) están en la base del desarrollo de las notables habilidades comunicativas inter-específicas de los perros. Esta destreza en su comunicación con las personas los vuelve candidatos especiales para el estudio de la cooperación. En el siguiente apartado se describen los estudios experimentales que indagan acerca de la existencia de conductas cooperativas en los perros, así como aquellos que investigan algunas de las habilidades sociocognitivas que se requieren para desplegar comportamientos cooperativos (e.g., Stevens & Hauser, 2004).

Estudios Experimentales y Observacionales que Evalúan la Conducta Cooperativa en Perros

Algunos de los ejemplos más conocidos de cooperación en la naturaleza son la cría y la caza cooperativas y la defensa conjunta del territorio

(Bergmüller, Johnstone, Russell, & Bshary, 2007; Creel, 1997; Creel & Macdonald, 1995). Dado que la reproducción de los perros domésticos está altamente modulada por las personas, poco se conoce respecto de las modalidades de cría en esta especie (Pal, 2005). En uno de los pocos estudios observacionales de perros salvajes, Pal (2005) encontró que las hembras alimentaban a sus hijos por regurgitación y los protegían de los extraños, mientras que los padres únicamente defendían a sus cachorros en ausencia de las hembras y solo se observó a uno alimentando a sus crías. En síntesis, más allá de lo preliminar de las conclusiones, estos autores no encontraron evidencias de cría cooperativa, como se da en los lobos (Asa & Valdespino, 1998).

Desde el punto de vista experimental, gran parte de las investigaciones de cooperación en perros se ha centrado en el estudio de las estrategias de obtención cooperativa de alimento que intentan simular una situación de caza cooperativa. En este sentido, uno de los diseños más utilizados es aquel en el que dos animales deben tirar conjuntamente de una soga para acceder a una recompensa fuera de su alcance (Melis, Hare, & Tomasello, 2006). En este tipo de tarea, Ostojic y Clayton (2013) evaluaron la cooperación tanto intra como interespecífica (con personas) en perros domésticos. Además de comparar el desempeño de los perros con compañeros humanos y conespecíficos, los autores introdujeron una condición en la que se demoraba la llegada de uno de los individuos. De esa manera, se requería que los perros prestaran atención al comportamiento de su compañero e inhibieran su propia conducta de tirar de la cuerda durante la demora. Todas las parejas, tanto intra como interespecíficas lograron resolver exitosamente la tarea en la condición inmediata. Sin embargo, no pudieron hacerlo en la condición demorada. El desempeño fue aun peor cuando se trataba de un compañero humano, posiblemente debido a que la demora fue mayor en esa condición. Dado que los perros solo fueron exitosos en la condición inmediata y

que no hubo indicadores de conductas de comunicación o coordinación, y teniendo en cuenta que los animales habían atravesado un largo proceso de entrenamiento, es razonable pensar que el desempeño de los animales dependió fuertemente de una generalización del aprendizaje instrumental de la fase de pre-entrenamiento y que su desempeño se vio deteriorado al imponer condiciones cada vez más demandantes (inhibición) y novedosas en la tarea.

Además de ser utilizada en perros (Ostojic & Clayton, 2013), esta tarea también fue realizada en otras especies, incluyendo chimpancés (Melis et al., 2006), hienas (Drea & Carter, 2009) y lobos (Möslinger, 2009). En estos últimos se evaluaron dos condiciones: en una había solo una porción de comida y en la otra, dos. Los lobos lograron resolver la tarea y tiraron conjuntamente de la cuerda el 99% de las veces cuando había refuerzo para ambos individuos, y solo tuvieron el 65% de éxito en la condición en la que solo había un trozo de alimento. Este último resultado posiblemente se debió a que uno de los animales (el dominante) solía monopolizar la comida. También se observó que el primer lobo en llegar al dispositivo esperaba a su compañero para comenzar a tirar de la cuerda, coordinando sus acciones y sugiriendo que comprendieron la necesidad de colaboración en la resolución del problema. Estos resultados parecen mostrar que los lobos cooperan espontáneamente. No obstante, también deben ser tomados con cautela, ya que se evaluaron únicamente tres lobos que vivían en condiciones de semicautiverio, interactuaban permanentemente y habían sido evaluados repetidas veces en diversas tareas de resolución de problemas.

Tratando de desarrollar un diseño novedoso que simulara una situación de cooperación, Bräuer et al. (2012) evaluaron a pares de perros en un aparato experimental con una cerca en la que había una puerta en cada extremo. Los perros debían pasar las puertas para acceder a la comida. El experimentador desde fuera operaba

la puerta de modo que esta se moviera “defensivamente” en función de la conducta de los perros: si un perro se acercaba a uno de los extremos, la puerta se cerraba dejando abierto el otro lado. Para resolver el problema era necesario que uno de los perros se parase primero en una de las dos entradas para permitirle el acceso al otro animal por el otro lado. Si bien los perros fueron capaces de coordinar sus acciones en esta situación, los autores concluyeron que no es claro si comprendieron el rol de su compañero, pues generalmente no compartían el esfuerzo y no se observaron conductas comunicativas entre los sujetos. Una observación interesante es que los perros se acercaban y ladraban al costado del aparato en el que estaba el experimentador que manipulaba la puerta corrediza, lo cual podría sugerir que asociaban la aparición de la comida con la persona y no con la interacción con el otro perro. Esta hipótesis es acorde a lo que ocurre en la vida cotidiana de los perros, en donde el acceso a los recursos relevantes depende generalmente de las personas (Bentosela & Mustata, 2007; Udell et al., 2010). Es posible que la presencia de la persona haya entonces ensombrecido otros aspectos de la situación. Por otro lado, el rol central de las personas en la vida de los perros domésticos sugiere la posibilidad de que estén más dispuestos a cooperar con personas que con otros perros.

En este sentido, uno de los ejemplos clásicos cuando se piensa en la conducta cooperativa de esta especie es el de los perros guía que ayudan a las personas ciegas. En estas interacciones se observa un alto grado de coordinación y cooperación entre perros y humanos. Naderi, Miklósi, Dóka y Csányi (2001) hallaron que las interacciones de los perros guías con sus dueños requieren que ambos miembros de la diada estén dispuestos a cooperar y coordinarse en función de la información que da el otro individuo. Un resultado interesante de su estudio es que, aunque el desempeño de los perros guía fue superior, los animales sin entrenamiento también

lograron guiar a las personas ciegas de manera satisfactoria, lo cual sugiere una disposición cooperativa de los perros, aun cuando no fueron específicamente entrenados para ello (Naderi et al., 2001).

Kubinyi, Miklósi, Topál y Csányi (2003) plantean que una de las habilidades sociales subyacentes a estas conductas complejas, como la de los perros guía, sería la anticipación social. Esta implica que un animal aprenda una secuencia de actos realizada por otro individuo, por lo que puede predecir las acciones de este y comenzar una acción complementaria o similar. Para evaluar esta capacidad, Kubinyi et al. (2003) realizaron un experimento en el que se les pidió a los dueños que modificaran su recorrido usual al acercarse a la entrada de su casa al final de los paseos diarios con su mascota, haciendo un pequeño desvío en la entrada. Esta modificación fue realizada 180 veces en periodos de 3 a 6 meses. Luego compararon la conducta de los primeros con la de los últimos ensayos y encontraron que cinco de los ocho perros evaluados presentaron una conducta anticipatoria, siendo capaces de cambiar su comportamiento en anticipación de las acciones humanas. De este modo, los perros mostraron uno de los pre-requisitos para la coordinación de las conductas cooperativas complejas: la anticipación social. Desde otro punto de vista, se podría considerar que los animales simplemente aprendieron el recorrido por su repetición, sobre todo teniendo en cuenta el intenso entrenamiento al que fueron sometidos.

En un intento de evaluar la disposición a cooperar de los perros de manera más controlada, Kaminsky, Neumann, Bräuer, Call y Tomase-llo (2011) estudiaron si los perros son capaces de informar a una persona (dueño o extraño) sobre la localización de un objeto de interés para el humano. En los casos en que el experimentador era un extraño, los perros desplegaron conductas indicativas solo cuando ellos mismos estaban interesados en el objeto. En cambio, con el dueño, los perros señalaron el lugar donde estaba

oculto el objeto sin importar a quién le interesaba este. Llamativamente, los animales permanecieron motivados para indicar la localización de un objeto por el cual ellos no estaban atraídos, de modo similar a lo que ocurre con niños, pero no con chimpancés (Bullinger, Zimmermann, Kaminski, & Tomasello, 2011). En conclusión, los perros se comportaban cooperativamente hacia los humanos, en especial hacia sus dueños, lo que sugiere que poseen una disposición colaborativa. Sin embargo, es posible que en su vida cotidiana los dueños hayan reforzado a sus mascotas por acciones similares y por mantenerse atentos hacia ellos.

Los estudios que se han descrito hasta aquí involucran situaciones complejas, que tratan de evaluar en forma global las interacciones cooperativas. En síntesis, los datos muestran que los perros son capaces de resolver las tareas cooperativas, aunque no siempre lo logran, prestando atención a sus compañeros, comunicándose y coordinando sus acciones. Sin embargo, no es claro si estas conductas cooperativas de los perros domésticos responden a habilidades sociales complejas o se basan tan solo en mecanismos de reforzamiento y aprendizaje asociativo, en algunos casos modulados por su historia previa con el dueño.

Otro enfoque investigativo implica evaluar no las conductas cooperativas en sí mismas, sino las habilidades sociocognitivas que, como algunos autores proponen, serían necesarias para el desarrollo de la cooperación. A continuación describimos los estudios realizados desde esta perspectiva, poniendo especial énfasis en aquellas capacidades que han sido identificadas como necesarias para la evolución de la reciprocidad.

Estudio de las Habilidades Sociales y Cognitivas Asociadas a la Cooperación Vía Reciprocidad

Varios autores sugieren que la reciprocidad es infrecuente en los animales no humanos y que esto puede estar asociado con el hecho de

que los mecanismos que estabilizan la cooperación recíproca son cognitivamente demandantes (Clutton-Brock, 2009; Hammerstein, 2003; Stevens & Hauser, 2004). Estos autores mencionan una lista de habilidades psicológicas necesarias para que se dé la reciprocidad, las cuales se podrían agrupar en tres categorías. Primero, la capacidad de cuantificación numérica, que implica la habilidad para evaluar si un intercambio es más o menos equitativo. Segundo, la estabilidad de la reciprocidad requeriría habilidades asociadas a los desafíos impuestos por el intervalo temporal de las interacciones. La reciprocidad implica poder esperar la devolución del acto altruista. En la medida en que un animal realice una devaluación abrupta de las recompensas demoradas, puede llegar a sacrificar un beneficio mayor (cooperación vía reciprocidad) por uno menor pero inmediato (explotación del cooperador). A su vez, el lapso temporal entre el acto inicial altruista y el recíproco plantea el problema del control inhibitorio. Limitaciones en esta capacidad pueden a su vez limitar la estabilidad de las interacciones recíprocas. Además, el paso del tiempo también impone demandas crecientes de memoria, por lo que, llevar la cuenta de las deudas y obligaciones podría implicar requerimientos mnésicos demasiado elevados (Stevens et al., 2011). Finalmente, el reconocimiento, la detección y el castigo de los tramposos, así como el análisis y seguimiento de la reputación de los interactuantes y la comprensión de la intencionalidad de la conducta, requerirían habilidades sociales complejas, como teoría de la mente (Gärdenfors, 2007) o módulos específicos para evaluar la conducta social (Cosmides & Tooby, 1992) que habrían evolucionado en los humanos, pero no necesariamente en otros animales (Stevens et al., 2011; Stevens & Hauser, 2004).

El tipo de análisis señalado en el párrafo anterior permite describir algunos de los mecanismos psicológicos que podrían ser necesarios para el establecimiento de sistemas de reciprocidad. Seguidamente se discutirán los

principales trabajos que evalúan estas habilidades en perros domésticos.

Capacidad Numérica

La primera restricción cognitiva que podría limitar la reciprocidad es la capacidad numérica. Dentro del orden de los cánidos se ha mostrado que los lobos, en un contexto experimental en el cual los animales tienen que elegir entre dos cajas con cantidades diferentes de ítems de comida presentados secuencialmente, son capaces de hacer estimaciones cuantitativas y elegir el recipiente con mayor cantidad (Utrata, Virányi, & Range, 2012).

Para evaluar esta capacidad en perros domésticos, West y Young (2002) utilizaron un paradigma de mirada preferencial, que se basa en el supuesto de que los sujetos miran durante más tiempo los eventos novedosos o inesperados. Se le presentaron a los perros secuencias de adiciones de un número pequeño de objetos (por ejemplo, $1+1=2$) y se midió el tiempo que pasaban mirando los resultados. Cuando los perros esperaban el resultado pasaron la misma cantidad de tiempo mirando al contenedor que durante la presentación inicial. Cuando el resultado era inesperado, los perros pasaron significativamente más tiempo mirando el contenedor. Estos hallazgos sugieren que los perros anticipan los resultados de los cálculos, lo que implicaría una rudimentaria habilidad para contar.

Descuento Temporal de Recompensas

Otra de las habilidades postuladas como necesarias para el desarrollo de la reciprocidad es la de tolerar la demora de la gratificación. Como se observó previamente, esta incapacidad de demora pudo haber sido uno de los factores responsables del pobre desempeño de los perros en la tarea colaborativa de tirar de la sogá, tal cual fue implementada por Ostojic y Clayton (2013).

Leonardi, Vick y Dufour (2012) investigaron la tolerancia a la demora en perros

domésticos utilizando una tarea de intercambio demorado que simula una transacción económica. El intercambio demorado requiere que el sujeto retenga un refuerzo de bajo valor sin consumirlo durante el ensayo para luego intercambiarlo por un refuerzo de mayor valor. A medida que avanzan los ensayos se aumenta el intervalo de demora para el intercambio, de modo que se evalúa la máxima demora tolerada. En mayor o menor medida, los investigadores encontraron que todos los sujetos intercambiaron los refuerzos de menor valor por otro de mayor valor. Estos resultados sugieren un alto nivel de inhibición conductual, superiores a los hallados en primates no humanos (e.g., chimpancés; Dufour, Péle, Sterck, & Thierry, 2007). No obstante, las diferencias individuales entre los perros fueron grandes, con un rango que fue desde los 20 segundos hasta los 10 minutos.

Un problema con este paradigma experimental es que no permite evaluar la preferencia entre un refuerzo pequeño pero inmediato o uno grande pero demorado, como se manifestaría en una elección libre. Para solucionar este inconveniente, Wright, Mills y Pollux (2012) utilizaron una tarea de elección operante basada en un paradigma de recompensa demorada. Tras un largo entrenamiento en que los perros aprendían que el presionar una de dos palancas producía la entrega inmediata de un refuerzo de poco valor y la otra una entrega demorada de un refuerzo más apetitoso, se evaluaron las elecciones de los perros en sesiones de 15 min. Por cada vez que el animal elegía el refuerzo apetitoso, se aumentaba un segundo la demora; se midió el máximo tiempo de demora alcanzado. Los sujetos toleraron un promedio de 15.86 s, pero nuevamente las diferencias individuales fueron grandes, desde sujetos que nunca eligieron la opción demorada a otros que toleraron 27 s (Wright et al., 2012). Más allá de la utilidad de la técnica descrita, vale la pena mencionar que en el proceso de entrenamiento se descartó al 42% de los animales; lo que podría haber generado

un sesgo en la muestra o un sobre-entrenamiento de los sujetos evaluados.

Seguimiento de Reputación

Dado que frecuentemente se interactúa con extraños, realizar una apreciación rápida de los atributos sociales de otras personas es algo sumamente beneficioso. Los juicios de reputación involucran la atribución de rasgos estables de carácter o disposiciones conductuales a individuos específicos de una forma flexible y adaptativa. Hay dos maneras de valorar la reputación: directamente, a través de las interacciones en primera persona (aprendizaje individual); o indirectamente, por medio de la extracción de información a partir de la observación de las interacciones de terceras partes (aprendizaje social-observacional; Subiaul, Vonk, Okamoto-Barth, & Barth, 2008). Esta última forma permite minimizar los costos asociados al aprendizaje por ensayo y error, aunque quizá brinde información menos fidedigna a la del aprendizaje por experiencia directa.

Seguimiento de Reputación de Forma Directa. Petter, Musolino, Roberts y Cole (2009) estudiaron esta habilidad en perros, utilizando una tarea de elección de objeto en la que los animales debían escoger entre dos contenedores, uno con comida y el otro vacío, basándose en el señalamiento provisto por la persona o en una clave no social (cajas de diferentes colores). La persona cooperadora siempre se paraba detrás del contenedor con comida, mientras que la persona mentirosa se ubicaba detrás del contenedor vacío. Por otro lado, el color de una de las cajas indicaba la posición de la comida. En ambos casos, los perros se acercaron de manera significativamente más frecuente al estímulo *cooperador* que al otro. Sin embargo, en la condición social, los perros requirieron más de 40 ensayos de entrenamiento para resolver la tarea. Más aún, si luego se les permitía elegir uno de los dos estímulos, no mostraron una preferencia significativa entre las personas, pero sí entre las cajas.

A partir del hecho de que respondan de manera similar a las claves sociales y a las no sociales, y el extenso entrenamiento requerido para resolver exitosamente la tarea, se puede suponer que los perros realizaron un simple aprendizaje discriminativo, en el cual uno de los estímulos se volvió un indicador fiable de la presencia de comida y el otro de su ausencia. Además, estos datos coinciden con las observaciones hechas en el propio laboratorio del presente grupo de trabajo sobre la necesidad de realizar un alto número de ensayos para que los perros dejen de acercarse al recipiente sin comida en una tarea de señalamiento (Elgier, Jakovcevic, Mustaca, & Bentosela, 2009). Petter et al. (2009) concluyen que, a pesar de que la posibilidad de que los perros sean capaces de inferir las intenciones humanas no puede ser totalmente descartada, la interpretación más parsimoniosa de estos hallazgos es que los perros realizan una simple asociación entre claves humanas y no humanas y los diferentes resultados (comida versus no comida).

Pettersson, Kaminsky, Herrmann y Tomasello (2011) utilizaron un paradigma similar de elección de objeto, pero antes de los ensayos, uno de los experimentadores entablaba una relación cooperativa con el perro (dejándolo comer a su lado) y el otro, una relación competitiva (alejando la comida cada vez que el perro se acercaba a esta). Los perros eligieron el recipiente con comida por encima del azar en el contexto cooperativo, y además, tardaron más tiempo en elegir en el contexto competitivo. Los resultados indican que los perros tienen una preferencia por la persona cooperativa. Sin embargo, una limitación del trabajo es que en las interacciones competitivas el experimentador utilizaba la palabra *no*. Es probable que los perros tuvieran asociado el uso de esta palabra a diferentes tipos de castigos en interacciones cotidianas negativas con sus dueños. Por lo tanto, la utilización de esta palabra en tono prohibitivo podría haber influido en los resultados obtenidos.

McMahon, Macpherson y Roberts (2010) realizaron un protocolo experimental diferente para evaluar si los perros podían discriminar a una persona cooperativa de una no cooperativa. En la primera fase, el perro podía elegir entre dos experimentadores: uno informante, que se acercaba a un contenedor con comida ubicado entre otros vacíos y se lo señalaba al perro; y otro no informante, que se paraba de espaldas al contenedor sin dar ninguna clave. Los perros mostraron una preferencia por el informante y consecuentemente eligieron el contenedor con comida por encima del azar. Estos hallazgos podrían sugerir que los perros están dispuestos a buscar información en un contexto cooperativo por parte de las personas y saben discriminar quiénes podrían estar mejor dispuestos a ayudar. Sin embargo, estas conclusiones deben ser tomadas con cautela debido al hecho de que en la vida cotidiana los perros sin entrenamiento prefieren ir a pedir comida a las personas que están de frente a ellos, que a aquellas que encuentran de espalda (Gácsi, Miklósi, Varga, Topál, & Csányi, 2004). Es decir, podría ser que los perros se hayan guiado por la clave *frente* vs. la clave *espalda*, en lugar de discriminar la disposición cooperativa diferencial de cada demostrador.

En síntesis, si bien existe evidencia que sugiere que los perros domésticos podrían ser capaces de hacer atribuciones de reputación hacia las personas con las que interactúan de manera directa, el escaso número de sujetos evaluados, la controversia respecto de las claves utilizadas (Hare & Tomasello, 2005), la imposibilidad de descartar explicaciones alternativas, y las diferencias en las actitudes y gestos de los experimentadores (McMahon et al., 2010) hacen que no se puedan realizar afirmaciones concluyentes respecto a esta habilidad. Además, los perros han mostrado una diferencia en su desempeño cuando las claves discriminativas provienen de un objeto inanimado, en comparación con señales sociales humanas (Petter et al., 2009), por

lo que se deberían realizar más controles para evaluar la importancia de mecanismos más sencillos, como el condicionamiento discriminativo o el realce local, al momento de explicar las elecciones de los sujetos y su eventual capacidad para atribuir reputación.

Seguimiento de Reputación de Forma Indirecta.

Los tres trabajos previamente revisados buscaban evaluar la capacidad de los perros de hacer atribuciones de reputación de manera directa. Otra estrategia para discriminar entre individuos cooperativos y los que no lo son es obtener información acerca de la conducta social de manera indirecta, observando la interacción de terceros. El paradigma más utilizado involucra una situación de pedir comida en la que participan tres personas. Dos de ellas, los dadores, poseen comida y la tercera, el *pedigüeño*, se acerca a cada una solicitando el alimento. Uno de los dadores es generoso y le da comida, mientras que el otro es egoísta y se la niega. Luego de observar estas interacciones se le permite al perro elegir a una de las personas. En el trabajo pionero de Kundey et al. (2010), todos los perros, tras observar 10 interacciones con cada dador, eligieron acercarse al generoso, aun cuando los dadores intercambiaban lugares antes de que el perro pudiese elegir para controlar un posible efecto de realce local. Estos resultados sugieren que los perros son capaces de hacer inferencias indirectas de reputación. Sin embargo, esta preferencia por el cooperador se mantenía en otras condiciones en las que se eliminaban diversas claves sociales, tales como que los dadores estaban de espaldas al receptor o encerrados en cajas para remover por completo las claves visuales. Incluso pudieron resolver la tarea cuando las personas eran reemplazadas por un estímulo no social como una caja. Los autores concluyeron entonces que los perros podrían estar resolviendo estas situaciones a través de procesos de condicionamiento, sin necesidad de apelar a mecanismos cognitivos más complejos.

Marshal-Pescini et al. (2011) utilizaron un diseño similar al anterior, pero incorporaron un grupo control llamado fantasma, en el cual los dadores realizaban todas las conductas desplegadas en la condición experimental, pero sin la presencia del pedigüño. Esto con el fin de evaluar la importancia del componente de interacción social en las demostraciones. Por otro lado, para analizar qué clave era más saliente, agregaron una condición en la que solo utilizaron comunicación gestual y otra en la que daban solo claves verbales. Los resultados mostraron que, en el grupo experimental, los perros prefirieron significativamente al dador (sobre el egoísta), incluso si solo se presentaban claves verbales durante la interacción. A diferencia de esto, en el grupo control (fantasma), los perros se comportaban al azar. Los autores concluyeron que los perros podían discriminar las actitudes humanas por observación de terceros y que el componente social era necesario para realizar dicha discriminación. Lamentablemente, en este estudio solo un dador daba comida y el otro utilizaba la palabra *no*. Además, ellos nunca intercambiaban los lugares, por lo que no es posible descartar la explicación de la preferencia vía realce local.

Recientemente, Nitzschner, Kaminski, Mellis y Tomasello (2014) intentaron replicar estos resultados, pero controlando estrictamente el fenómeno de realce local. Para ello, los experimentadores, en la mitad de los ensayos, intercambiaban de lugar luego de las demostraciones y antes de que los animales pudieran elegir a uno de ellos. Los perros no mostraron una preferencia por el dador generoso, lo que pone en cuestión los resultados obtenidos por Marshal-Pescini et al. (2011), y sugiere que los perros elegían a la persona basándose en el lugar que estas ocupaban durante las demostraciones.

Un fenómeno de realce local fue observado también por Freidin et al. (2013). A diferencia de los protocolos anteriores, en este estudio los perros debían realizar la atribución indirecta

de reputación, basándose no en la conducta de los dadores, sino en la respuesta emocional del pedigüño. Para ello, ambos dadores se comportaban de manera similar y le daban comida al pedigüño, pero este reaccionaba en un caso de manera positiva: comía y decía “¡qué rico!”; mientras que frente al dador negativo, el pedigüño decía “¡qué feo!”, dejaba la comida en el plato y se ponía de espaldas al dador por uno segundos. Los perros elegían al dador asociado a la reacción positiva del pedigüño, pero esta preferencia se perdía si los dadores cambiaban de lugar luego de las demostraciones. A pesar de que esto mostraría que los animales asociaron las reacciones emocionales al lugar que ocupaban los experimentadores, los perros tampoco resolvían la tarea si los dadores eran reemplazados por plataformas altas donde se apoyaba la comida. Esto indicaría que el componente de interacción social es necesario para que los perros elijan correctamente. Por último, para evaluar la importancia de cada componente de la interacción, evaluaron dos grupos adicionales. En uno el pedigüño daba solo las claves verbales y en el otro, solo las gestuales. Ambos grupos elegían al azar, a diferencia de lo hallado por Marshal-Pescini et al. (2011) y Petterson et al. (2011), donde el componente verbal era suficiente para que el perro realizara exitosamente la tarea. En síntesis, el conjunto de resultados habla a favor de la capacidad de los perros de discriminar las reacciones de un pedigüño solo cuando hay múltiples claves en la interacción. Sin embargo, no se pudo atribuir esta reputación a cada dador, lo que sugiere que no codificaron las características físicas de cada uno de los individuos involucrados.

Un punto importante a considerar es que tanto en el trabajo de Marshal-Pescini et al. (2011) como en el de Freidin et al. (2013), y a diferencia del de Kudney et al. (2010), los perros presenciaron solo tres interacciones con cada dador. La cantidad de experiencia con estos parece ser un factor clave a la hora de resolver exitosamente la tarea.

Otros estudios intentaron evaluar esta capacidad en situaciones diferentes y utilizando otros reforzadores. Nuevamente los resultados no son concluyentes. Rooney y Bradshaw (2006) mostraron que cuando los perros observaban un juego de tirar de una cuerda que contenía un juguete entre perros y personas, posteriormente se acercaban más frecuente y rápidamente al ganador del juego que conservaba el juguete al final de la sesión. Sin embargo, Nitzschner, Melis, Kaminski y Tomasello (2012), utilizando un refuerzo social, mostraron que los perros prefieren a la persona generosa, en comparación con una indiferente, solo cuando interactúan directamente con ella, pero no cuando la observan interactuando con otro perro.

En conclusión, las evidencias acerca de la capacidad de atribuir reputación de colaborador a un individuo en forma indirecta son controvertidas. Algunos datos indican que los perros tienen esta capacidad, pero para resolver la tarea requieren múltiples claves informativas, así como numerosos ensayos de entrenamiento. Estos resultados podrían indicar que los perros están utilizando un mecanismo de aprendizaje asociativo en el que aprenden a discriminar a los individuos en función de la experiencia repetida de las consecuencias que reciben de cada uno de ellos. Este mecanismo sería similar al postulado previamente para explicar los procesos de atribución directa de reputación.

Discusión

En el presente trabajo se revisaron críticamente los estudios sobre las habilidades cooperativas y otras capacidades sociocognitivas en perros, asociadas a la reciprocidad, en un intento de recopilar la información experimental existente hasta el momento.

A partir de los trabajos discutidos, se puede concluir que los perros poseen una motivación particular para utilizar la información provista por los humanos en contextos cooperativos (Kaminski et al., 2011; McMahon et al., 2010). Sin

embargo, aún no existe evidencia concluyente que permita dirimir en qué medida los perros pueden discriminar los contextos en los que es necesaria la coordinación y la comunicación para la resolución de diferentes tareas cooperativas (Kaminski et al., 2011; Pettersson et al., 2011). Tampoco se cuenta con evidencia concluyente respecto a las habilidades que despliegan para resolver tareas como el seguimiento de reputación u otras relevantes para el sostenimiento de la cooperación recíproca. No obstante, los resultados muestran desempeños sofisticados en los que se evidencia la sensibilidad de los perros hacia las claves comunicativas humanas.

A su vez, es necesario tener en cuenta que lo que parece una conducta compleja bien puede ser el producto de mecanismos sencillos, como el aprendizaje asociativo. Los animales tienden a realizar asociaciones entre las conductas y sus resultados, y así, las conductas que conducen a una gratificación o un resultado positivo tienden a ser repetidas o aumentan su frecuencia, mientras que las que no conducen a un beneficio tienden a extinguirse (Thorndike, 1911). De hecho, se ha observado que el aprendizaje instrumental modula y juega un papel importante en las conductas comunicativas interespecíficas, ya que los perros son capaces de emitir señales comunicativas hacia los humanos, pero también de ignorar claves comunicativas humanas, así como de dejar de emitir las cuando no llevan a un resultado positivo (Bentose et al., 2008; Elgier et al., 2009). En la mayoría de los diseños discutidos, los perros accedían o no a un refuerzo a través de las claves humanas. En este sentido, el humano puede simplemente actuar como un estímulo condicionado que anticipa la presencia de comida y este aprendizaje puede darse directa o indirectamente a través de procesos de condicionamiento observacional.

Aprender acerca de las relaciones entre estímulos (i.e., condicionamiento clásico) y las consecuencias del propio comportamiento (i.e., condicionamiento operante) puede constituir gran parte del entendimiento predictivo del

mundo (Brembs, Lorenzetti, Reyes, Baxter, & Byrne, 2002). Desde este punto de vista, se puede pensar que los perros, a través del proceso de domesticación, han “aceptado” a los humanos como compañeros sociales, y que a lo largo de sus vidas, al tener repetidas experiencias con las personas, forman asociaciones entre las conductas humanas y sus resultados, así como entre las distintas señales humanas, intencionalmente comunicativas o no (como el señalamiento), y los resultados asociados a esas claves. En otras palabras, a través de estos aprendizajes, los perros logran un cierto entendimiento predictivo del mundo humano en el que viven (Reid, 2009; Udell et al., 2010).

En contraposición a esta hipótesis, algunos autores plantean habilidades más complejas en la base de las interacciones de los perros con las personas. Por ejemplo, la estimación de la generosidad de una persona en un contexto en el que hay comida podría ser una habilidad especial que los perros han desarrollado en relación con los humanos, como parte de los cambios producidos por la domesticación y reforzados por la experiencia de los encuentros frecuentes con personas (Gácsi, McGreevy, Kara, & Miklósi, 2009; Hare, Brown, Williamson, & Tomasello, 2002; Hare & Tomasello, 2005; Miklósi et al., 2003). Desde el punto de vista de la presente revisión, estas ideas no son mutuamente excluyentes y, en acuerdo con investigaciones como las Udell et al. (2010), se puede plantear que parte de los trabajos futuros deberían estar enfocados en evaluar el aporte relativo de la ontogenia y la filogenia en las conductas cooperativas entre perros y humanos.

Con respecto a la presencia de ciertas habilidades cognitivas postuladas como necesarias para el desarrollo de la cooperación, los hallazgos, aunque escasos, sugieren que los perros tienen una rudimentaria habilidad numérica (Prato-Previde, Marshall-Pescini, & Valsecchi, 2008; West & Young, 2002) y la capacidad de tolerar la demora de la gratificación en función

de la calidad y cantidad de los reforzadores en juego (Leonardi et al., 2012; Wright et al., 2012). Además, algunas evidencias, aunque no concluyentes, sugieren que pueden realizar procesos de atribución de reputación (Freidin et al., 2013; Kunder et al., 2010; Marshall-Pescini et al., 2011; Petterson et al., 2011), tanto directa como indirecta, a partir de la utilización simultánea de múltiples claves (e.g., gestos, verbalizaciones, lugar; Freidin et al., 2013; Nitzschner et al., 2014).

Más allá de estos hallazgos, es importante tener en cuenta que el estudio aislado de las habilidades cognitivas no implica necesariamente que los perros las utilicen para desarrollar comportamientos cooperativos hacia las personas, aunque sugieren que al menos cuentan con algunas de las herramientas necesarias para ello. En este sentido, la evidencia discutida en esta revisión podría ser problemática para la hipótesis de Stevens y Hauser (2004, 2005), en la que proponen que la reciprocidad en los animales no humanos no evolucionó debido a una supuesta incapacidad de estos para lidiar con la impulsividad y las demandas de memoria, numerosidad y seguimiento de la reputación. Sin embargo, la evidencia no se contrapone a la idea de que, aunque los perros posean dichas habilidades, no pueden integrarlas para resolver los dilemas de la cooperación (Hauser et al., 2009).

Aún queda por evaluar además en qué medida las habilidades cooperativas de los perros podrían estar basadas, no en habilidades cognitivas complejas, sino en mecanismos motivacionales como el establecimiento de lazos emocionales (Cheney, 2011; Schino & Aureli, 2010). Existen evidencias de este tipo de reciprocidad en otras especies animales (Suchak & De Wall, 2012). Estas explicaciones, que parecerían tener un rol central en los encuentros cooperativos, tal y como se dan en la naturaleza, presentan algunas dificultades metodológicas a la hora de pensar en su estudio de manera experimental. En el caso de los perros, una manera sería comparar las respuestas cooperativas hacia los dueños o personas familiares,

con las que mantienen un vínculo estable, con las que tienen hacia desconocidos. También hay investigaciones que estudian las respuestas sociales entre perros en función de indicadores de la calidad del vínculo entre sí (Range, Leitner, & Virányi, 2012).

En síntesis, existe cierto acuerdo entre los investigadores con respecto a que los perros son un excelente modelo para el estudio comparativo de las conductas cooperativas y comunicativas (e.g., Kirchhofer, Zimmermann, Kaminski, & Tomasello, 2012; Naderi et al., 2001; Topál et al., 2009), lo cual se evidencia en la gran proliferación de trabajos en este campo en los últimos años. Sin embargo, la comprensión de los mecanismos implicados en el desarrollo y evolución de estas habilidades sigue siendo motivo de fuerte debate, lo que en última instancia va a conducir a más y mejores investigaciones, con mayor énfasis en el rigor metodológico, así como a un continuo apuntalamiento en un desarrollo teórico que integre el estudio de los procesos básicos con el de habilidades sociales complejas. Uno de los mayores desafíos que presenta el estudio del comportamiento interespecífico de los perros es la dificultad de ponderar el impacto de la historia previa de aprendizaje con las personas. Si ambos miembros de la diada resultan beneficiados de esas repetidas interacciones, lo que puede ser considerado un acto cooperativo, no sería más que el encadenamiento de respuestas reforzadas en la ontogenia, que producen un beneficio diferente en cada una de las especies. En complemento, uno de los elementos claves para la cooperación de los perros con las personas sería la presencia de respuestas atencionales y de monitoreo de la conducta del otro, lo que permitiría una mejor comunicación y coordinación de las acciones. Entonces, el diseño de nuevos modelos experimentales debería tener en cuenta la importancia de los aprendizajes previos por parte del animal y evitar caer en interpretaciones antropomórficas de los mecanismos implicados por las conductas cooperativas interespecíficas de los perros.

Referencias

- Asa, C. S. & Valdespino, C. (1998). Canid reproductive biology: Integration of proximate mechanisms and ultimate causes. *American Zoology*, 38, 251-259.
- Bentosela, M., Barrera, G., Jakovcevic, A., Elgier, A., & Mustaca, A. (2008). Effect of reinforcement, reinforcer omission and extinction on a communicative response in the domestic dogs. *Behavioural Processes*, 78(3), 464-469. doi:10.1016/j.beproc.2008.03.004
- Bentosela, M. & Mustaca, A. (2007). Comunicación entre perros (*Canis familiaris*) y hombres: un negocio conveniente. *Revista Latinoamericana de Psicología*, 39(2), 375-387.
- Berg, J., Dickhaut, J., & McCabe, K. (1995). Trust, reciprocity, and social history. *Games and Economic Behavior*, 10, 122-142.
- Bergmüller, R., Johnstone, R. A., Russell, A. F., & Bshary, R. (2007). Integrating cooperative breeding into theoretical concepts of cooperation. *Behavioural Processes*, 76, 61-72. doi:10.1016/j.beproc.2007.07.001
- Bräuer, J., Bös, M., Call, J., & Tomasello, M. (2012). Domestic dogs (*Canis familiaris*) coordinate their actions in a problem-solving task. *Animal Cognition*, 16(2), 273-285. doi:10.1007/s10071-012-0571-1
- Bräuer, J., Call, J., & Tomasello, M. (2004). Visual perspective taking in dogs (*Canis familiaris*) in the presence of barriers. *Applied Animal Behaviour Science*, 88, 299-317. doi:10.1016/j.applanim.2004.03.004
- Bräuer, J., Schönefeld, K., & Call, J. (2013). When dogs help humans? *Applied Animal Behaviour Science*, 148, 138-149. doi:10.1016/j.applanim.2013.07.009
- Brembs, B., Lorenzetti, F. D., Reyes, F. D., Baxter, D. A., & Byrne, J. H. (2002). Operant reward learning in *Aplysia*: Neuronal correlates and mechanisms. *Science*, 296, 1706-1709. doi:10.1126/science.1069434
- Bshary, R. & Schäffer, D. (2002). Choosy reef fish select cleaner fish that provide high-quality service. *Animal Behaviour*, 63, 557-564. doi:10.1006/anbe.2001.1923

- Bullinger, A., Zimmermann, F., Kaminski, J., & Tomasello, M. (2011). Different social motives in the gestural communication of chimpanzees and human children. *Developmental Science*, 14, 58-68. doi:10.1111/j.1467-7687.2010.00952.x
- Call, J., Braüer, J., Kaminski, J., & Tomasello, M. (2003). Domestic dogs (*Canis familiaris*) are sensitive to the attentional state of humans. *Journal of Comparative Psychology*, 117(3), 257-263. doi:10.1037/0735-7036.117.3.257
- Cheney, D. L. (2011). Extent and limits of cooperation in animals. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 108(2), 10902-10909. doi:10.1073/pnas.1100291108
- Clutton-Brock, T. (2009). Cooperation between non-kin in animal societies. *Nature*, 462(5), 51-57. doi:10.1038/nature08366
- Cook, A., Arter, J., & Jacobs, L. F. (2013). My owner, right or wrong: The effect of familiarity on the domestic dog's behavior in a food-choice task. *Animal Cognition*, 17, 461-470. doi:10.1007/s10071-013-0677-0
- Cosmides, L. & Tooby, J. (1992). Cognitive adaptations for social exchange. En J. H. Barkow (Ed.), *The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of culture* (pp. 163-228). Oxford: Oxford University Press.
- Creel, S. (1997). Cooperative hunting and group size: Assumptions and currencies. *Animal Behaviour*, 54, 1319-1324. doi:10.1006/anbe.1997.0481
- Creel, S. & Macdonald, D. (1995). Sociality, group size, and reproductive suppression among carnivores. *Advances in the Study of Behavior*, 24, 203-257. doi:10.1016/S0065-3454(08)60395-2
- Drea, C. M. & Carter, A. N. (2009). Cooperative problem solving in a social carnivore. *Animal Behaviour*, 78, 967-977. doi:10.1016/j.anbehav.2009.06.030
- Driscoll, C. A. & Macdonald, D. W. (2010). Top dogs: Wolf domestication and wealth. *Journal of Biology*, 9(10). doi:10.1186/jbiol226
- Druzhkova, A. S., Thalmann, O., Trifonov, V. A., Leonard, J. A., Vorobiera, N. V., Ovodov, N. D., ... Wayne, R. K. (2013). Ancient DNA analysis affirms the Canid from Altai as a primitive dog. *PLoS One*, 8(3), e57754. doi:10.1371/journal.pone.0057754
- Duda, P. & Zrzavý, J. (2013). Evolution of life history and behavior in Hominidae: Towards phylogenetic reconstruction of the chimpanzee-human last common ancestor. *Journal of Human Evolution*, 65(4), 424-446. doi:10.1016/j.jhevol.2013.07.009
- Dufour, V., Pele, M., Sterck, E., & Thierry, B. (2007). Chimpanzee (*Pan troglodytes*) anticipation of food return: Coping with waiting time in an exchange task. *Journal of Comparative Psychology*, 121, 145-155. doi:10.1037/0735-7036.121.2.145
- Elgier, A., Jakovcevic, A., Mustaca, A., & Bentosela, M. (2009). Learning and owner-stranger effects on interspecific communication in domestic dogs (*Canis familiaris*). *Behavioural Processes*, 81, 44-49. doi:10.1016/j.beproc.2008.12.023
- Fraser, O. N. & Bugnyar, T. (2012). Reciprocity of agonistic support in ravens. *Animal Behaviour*, 83, 171-177. doi:10.1016/j.anbehav.2011.10.023
- Freidin, E. (2013). Una revisión crítica sobre la hipótesis de los requerimientos cognitivos como limitaciones de la reciprocidad en los animales. *Revista Argentina de Ciencias del Comportamiento*, 5(2), 74-88.
- Freidin, E., Putrino, N., D'Orazio, M., & Bentosela, M. (2013). Dog's eavesdropping from people's reactions in third party interactions. *PLoS One*, 8(11). doi:10.1371/journal.pone.0079198
- Gácsi, M., Györi, B., Miklósi, A., Virányi, Z., Kubinyi, E., Topál, J., & Csányi, V. (2005). Species-specific differences and similarities in the behavior of hand-raised dog and wolf pups in social situations with humans. *Developmental Psychobiology*, 47, 111-122.
- Gácsi, M., McGreevy, P., Kara, E., & Miklósi, Á. (2009). Effects of selection for cooperation and attention in dogs. *Behavioral and Brain Functions*, 5, 31. doi:10.1186/1744-9081-5-31
- Gácsi, M., Miklósi, Á., Varga, O., Topál, J., & Csányi, V. (2004). Are readers of our face readers of our minds? Dogs (*Canis familiaris*) show situation-dependent recognition of human's attention.

- Animal Cognition*, 7, 144-153. doi:10.1007/s10071-003-0205-8
- Gärdenfors, P. (2007). The cognitive and communicative demands of cooperation. En T. Rønnow-Rasmussen, B. Petersson, J. Josefsson, & D. Egonsson (Eds.), *Hommage à Wlodek; 60 Philosophical Papers Dedicated to Wlodek Rabinowicz*. Lund, Sweden: Lund University.
- Hamilton, W. D. (1963). The evolution of altruistic behaviour. *The American Naturalist*, 97, 354-356.
- Hammerstein, P. (2003). Why is reciprocity so rare in social animals? A protestant appeal. En P. Hammerstein (Ed.), *Genetic and cultural evolution of cooperation* (p. 120). Cambridge, MA: MIT Press.
- Hare, B., Brown, M., Williamson, C., & Tomasello, M. (2002). The domestication of social cognition in dogs. *Science*, 298(5598), 1634-1636. doi:10.1126/science.1072702
- Hare, B. & Tomasello, M. (2005). Human like social skills in dogs? *TRENDS in Cognitive Sciences*, 9(9), 439-443. doi:10.1016/j.tics.2005.07.003
- Harris, C. R. & Prouvost, C. (2014). Jealousy in dogs. *PLoS One*, 9(7), e94597. doi:10.1371/journal.pone.0094597
- Hauser, M., McAuliffe, K., & Blake, P. (2009). Evolving the ingredients for reciprocity and spite. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 364, 3255-3266. doi:10.1098/rstb.2009.0116
- Horn, L., Range, F., & Huber, L. (2013). Dogs' attention towards humans depends on their relationship, not only on social familiarity. *Animal Cognition*, 16(3), 435-443. doi:10.1007/s10071-012-0584-9
- Horowitz, A. (2009). Disambiguating the "guilty look": Salient prompts to a familiar dog behavior. *Behavioural Processes*, 81, 447-452. doi:10.1016/j.beproc.2009.03.014
- Kaminski, J., Neumann, M., Bräuer, J., Call, J., & Tomasello, M. (2011). Dogs, *Canis familiaris*, communicate with humans to request but not to inform. *Animal Behaviour*, 82, 651-658. doi:10.1016/j.anbehav.2011.06.015
- Kirchhofer, K. C., Zimmermann, F., Kaminski, J., & Tomasello, M. (2012). Dogs (*Canis familiaris*), but not chimpanzees (*Pan troglodytes*), understand imperative pointing. *PLoS One*, 7(2), e30913. doi:10.1371/journal.pone.0030913
- Kubinyi, E., Miklósi, Á., Topál, J., & Csányi, V. (2003). Social mimetic behaviour and social anticipation in dogs: Preliminary results. *Animal Cognition*, 6, 57-63. doi:10.1007/s10071-003-0163-1
- Kubinyi, E., Virányi, Z., & Miklósi, Á. (2007). Comparative social cognition: From wolf and dog to humans. *Comparative Cognition & Behavior Reviews*, 2, 26-46. doi:10.3819/ccbr.2008.20002
- Kundey, S. M. A., De los Reyes, A., Royer, E., Molina, S., Monnier, B., German, R., & Coshun, A. (2010). Reputation-like inference in domestic dogs (*Canis familiaris*). *Animal Cognition*, 14, 291-302. doi:10.1007/s10071-010-0362-5
- Leonardi, R. J., Vick, S. J., & Dufour, V. (2012). Waiting for more: The performance of domestic dogs (*Canis familiaris*) on exchange tasks. *Animal Cognition*, 15, 107-120. doi:10.1007/s10071-011-0437-y
- Marshall-Pescini, S., Passalacqua, C., Ferrario, A., Valsecchi, P., & Prato-Previde, E. (2011). Social eavesdropping in the domestic dog. *Animal Behaviour*, 81, 1177-1183.
- Maynard Smith, J. & Szathmáry, E. (1995). *The major transitions in evolution*. Oxford: W. H. Freeman.
- McMahon, Sh., Macpherson, K., & Roberts, W. A. (2010). Dogs choose a human informant: Metacognition in canines. *Behavioural Processes*, 85, 293-298. doi:10.1016/j.beproc.2010.07.014
- Mech, D. L. & Boitani, L. (2004). Grey wolf (*Canis lupus*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald (Eds.), *Status survey and conservation action plan. Canids: Foxes, wolves, jackals and dogs* (pp. 124-129). Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN.
- Melis, A. P., Hare, B., & Tomasello, M. (2006). Chimpanzees recruit the best collaborators. *Science*, 311(5765), 1297-1300. doi:10.1126/science.1123007
- Miklósi, A., Kubinyi, E., Topál, J., Gácsi, M., Virányi, Z., & Csányi, V. (2003). A simple reason for a big difference: Wolves do not look back at humans but dogs do. *Current Biology*, 13, 763-766. doi:10.1016/S0960-9822(03)00263-X

- Miklósi, Á. & Topál, J. (2013). What does it take to become "best friends"? Evolutionary changes in canine social competence. *Trends in Cognitive Sciences*, 17, 287-294. doi:10.1016/j.tics.2013.04.005
- Miklósi, Á., Topál, J., & Csányi, V. (2004). Comparative social cognition: What can dogs teach us? *Animal Behaviour*, 67, 995-1004. doi:10.1016/j.anbehav.2003.10.008
- Möslinger, H. (2009). Cooperative string pulling in wolves (*Canis lupus*) (Tesis de maestría no publicada). Universität Wein, Wein, Alemania.
- Naderi, S., Miklósi, Á., Dóka, A., & Csányi, V. (2001). Co-operative interactions between blind persons and their dogs. *Applied Animal Behaviour Science*, 74, 59-80. doi:10.1016/S0168-1591(01)00152-6
- Nagasawa, M., Murai, K., Mogi, K., & Kikusui, T. (2011). Dogs can discriminate human smiling faces from blank expressions. *Animal Cognition*, 14(4), 525-533. doi:10.1007/s10071-011-0386-5
- Nitzschner, M., Kaminski, J., Melis, A., & Tomasello, M. (2014). Side matters: Potential mechanisms underlying dogs' performance in a social eavesdropping paradigm. *Animal Behaviour*, 90, 263-271. doi:10.1016/j.anbehav.2014.01.035
- Nitzschner, M., Melis, A. P., Kaminski, J., & Tomasello, M. (2012). Dogs (*Canis familiaris*) evaluate humans on the basis of direct experiences only. *PLoS One*, 7(10), e46880. doi:10.1371/journal.pone.0046880
- Nöe, R. (2006). Cooperation experiments: Coordination through communication versus acting apart together. *Animal Behaviour*, 71, 1-18. doi: 10.1016/j.anbehav.2005.03.037
- Nowbahari, E., Schohier, A., Durand, J. L., & Hollis, K. (2009). Ants, *Cataglyphis cursor*, use precisely directed rescue behavior to free entrapped relatives. *PLoS One*, 4(8), e6573. doi:10.1371/journal.pone.0006573
- Ostojic, L. & Clayton, N. S. (2013). Behavioural coordination of dogs in a cooperative problem-solving task with a conspecific and a human partner. *Animal Cognition*, 17(2), 445-459. doi:10.1007/s10071-013-0676-1
- Pal, S. K. (2005). Parental care in free-ranging dogs, *Canis familiaris*. *Applied Animal Behaviour Science*, 90, 31-47. doi:10.1016/j.applanim.2004.08.002
- Peters, R. P. & Mech, L. D. (1975). Scent-marking in wolves. *American Scientist*, 63, 628-637.
- Petter, M., Musolino, E., Roberts, W., & Cole, M. (2009). Can dogs (*Canis familiaris*) detect human deception? *Behavioural Processes*, 82, 109-118. doi:10.1016/j.beproc.2009.07.002
- Pettersson, H., Kaminsky, J., Herrmann, E., & Tomasello, M. (2011). Understanding of human communicative motives in domestic dogs. *Applied Animal Behaviour Science*, 133, 235-245. doi:10.1016/j.applanim.2011.05.008
- Prato-Previde, E., Marshall-Pescini, S., & Valsecchi, P. (2008). Is your choice my choice? The owners' effect on pet dogs' (*Canis lupus familiaris*) performance in a food choice task. *Animal Cognition*, 11, 167-174. doi:10.1007/s10071-007-0102
- Range, F., Leitner, K., & Virányi, S. (2012). The influence of the relationship and motivation on inequity aversion in dogs. *Social Justice Research*, 25, 170-194. doi:10.1007/s11211-012-0155-x
- Reid, P. (2009). Adapting to the human world: Dog's responsiveness to our social cues. *Behavioural Processes*, 80(3), 325-333. doi:10.1016/j.beproc.2008.11.002
- Rilling, J. K., Gutman, D. A., Zeh, T. R., Pagnoni, G., Berns, G. S., & Kilts, C. D. (2002). A neural basis for social cooperation. *Neuron*, 35, 395-406. doi:10.1016/S0896-6273(02)00755-9
- Rooney, N. J. & Bradshaw, J. E. S. (2006). Social cognition in the domestic dog: Behaviour of spectators towards participants in interspecific games. *Animal Behaviour*, 72, 343-352. doi:10.1016/j.anbehav.2005.10.014
- Schino, G. & Aureli, F. (2010). A few misunderstandings about reciprocal altruism. *Communicative & Integrative Biology*, 3(6), 561-563. doi:10.4161/cib.3.6.12977
- Sillero-Zubiri, C., Hoffmann, M., & Macdonald, D. W. (2004). *Canids: Foxes, wolves, jackals and dogs*. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN.
- Stevens, J. R. & Hauser, M. D. (2004). Why be nice? Psychological constraints on the evolution of cooperation. *Trends in Cognitive Sciences*, 8(2), 60-65. doi:10.1016/j.tics.2003.12.003

- Stevens, J. R. & Hauser, M. D. (2005). Cooperative brains: Psychological constraints on the evolution of altruism. En S. Dehaene, J. R. Duhamel, G. Rizzolatti, & M. D. Hauser (Eds.), *From monkey brain to human brain* (pp. 124-129). Cambridge: MIT Press.
- Stevens, J. R., Volstorff, J., Schooler, L. J., & Rieskamp, J. (2011). Forgetting constrains the emergence of cooperative decision strategies. *Frontiers in Psychology*, 1, 235. doi:10.3389/fpsyg.2010.00235
- Subiaul, F., Vonk, J., Okamoto-Barth, S., & Barth, J. (2008). Do chimpanzees learn reputation by observation? Evidence from direct and indirect experience with generous and selfish strangers. *Animal cognition*, 11, 611-623. doi:10.1007/s10071-008-0151-6
- Suchak, M. & De Wall, F. B. M. (2012). Monkeys benefit from reciprocity without the cognitive burden. *PNAS*, 109(38), 15191-15196. doi:10.1073/pnas.1213173109
- Thorndike, E. (1911). *Animal intelligence: Experimental studies*. New York: Macmillan.
- Topál, J., Miklósi, Á., Gácsi, M., Dóka, A., Pongrácz, P., Kubinyi, E., ...Csányi, V. (2009). The dog as a model for understanding human social behavior. *Advances in the Study of Behavior*, 39, 71-116. doi:10.1016/S0065-3454(09)39003-8
- Trivers, R. L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology*, 46, 35-57.
- Tuber, D., Hennessy, M., Sanders, S., & Miller, J. (1996). Behavioral and glucocorticoid responses of adult domestic dogs (*Canis familiaris*) to companionship and social separation. *Journal of Comparative Psychology*, 110(1), 103-108.
- Udell, M., Dorey, N. R., & Wynne, C. (2010). What did domestication do to dogs? A new account of dog's sensitivity to human actions. *Biological Reviews*, 85(2), 327-345. doi:10.1111/j.1469-185X.2009.00104.x
- Udell, M. & Wynne, C. (2008). Review of domestic dog's (*Canis familiaris*) human like-behaviors: Or why behavior analysts should stop worrying and love their dogs. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 89, 247-261. doi:10.1901/jeab.2008.89-247
- Utrata, E., Virányi, S., & Range, F. (2012). Quantity discrimination in wolves (*Canis lupus*). *Frontiers in Psychology*, 3(505), 1-9. doi:10.3389/fpsyg.2012.00505
- Vilá, C., Savolainen, P., Maldonado, J. E., Isabel, R., Amorim, I. R., Rice, J. E., ...Wayne, R. K. (1997). Multiple and ancient origins of the domestic dog. *Science*, 276, 1687-1689. doi:10.1126/science.276.5319.1687
- West, S. A., El Mouden, C., & Gardner, A. (2011). Sixteen common misconceptions about the evolution of cooperation in humans. *Evolution and Human Behavior*, 32, 231-262. doi:10.1016/j.evolhumbehav.2010.08.001
- West, R. E. & Young, R. J. (2002). Do domestic dogs show any evidence of being able to count? *Animal Cognition*, 5, 183-186. doi:10.1007/s10071-002-0140-0
- Wobber, V. & Hare, B. (2009). Testing the social dog hypothesis: Are dogs also more skilled than chimpanzees in non-communicative social tasks? *Behavioural Processes*, 81(3), 423-428. doi:10.1016/j.beproc.2009.04.003
- Wright, H. F., Mills, D. S., & Pollux, P. M. J. (2012). Behavioural and physiological correlates of impulsivity in the domestic dog (*Canis familiaris*). *Physiology & Behavior*, 105, 676-682. doi:10.1016/j.physbeh.2011.09.019